

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СТРУКТУРЫ АРЕАЛОВ ГЕЛЬМИНТОВ МИГРИРУЮЩИХ ЖИВОТНЫХ

М. Г. Баянов

Башкирский государственный университет
имени 40-летия Октября, Уфа

За ареал вида гельминтов мигрирующих животных необходимо принять только ту часть земной поверхности, на которой длительно могут развиваться с завершением биологических циклов природные его популяции. Те пространства, где особи гельминтов встречаются как «приносные» формы, можно именовать зоной выноса или рассеивания. Вид гельминтов всегда имеет собственный ареал, границы которого обычно не совпадают с таковыми ареалов видов хозяев. При изучении этого соотношения следует учесть, что вид гельминтов является паразитом не одного вида хозяев, а целой систематической или экологической их группы. Расширение или сужение ареалов видов гельминтов за исторически короткое время возможны лишь в результате деятельности человека.

Теория ареалов паразитических организмов вообще, мигрирующих животных в частности, остается слабо разработанным разделом общей гельминтологии. При изучении закономерностей формирования гельминтофауны мигрирующих животных той или иной местности исследователи нередко прибегают к классификации паразитов, введенной Догелем (1947), разделяющей их на «убиквисты», «южные» и «северные» формы. В последние 15—20 лет гельминтологи при попытке анализа ареалов (для разрешения зоогеографических или филогенетических задач) в качестве отправной точки использовали положение об ареалах и зонах заражения, разработанное Спасской (1966). Например, Смогоржевская (1976) при анализе закономерностей распространения гельминтов водно-болотных птиц Ук-раины ареал каждого из 478 видов определяла по большинству находок; кроме такого ареала, автор различает «истинный ареал», который в цитируемой работе признается идентичным с зонами заражения.

В нашем представлении (Баянов, 1976) за ареал вида гельминтов мигрирующих животных следует принять только ту часть земной поверхности, на которой природные его популяции могут размножаться длительно с завершением биологического цикла. Ареалы видов гельминтов в этом случае будут совпадать с «зонами заражения» Спасской, если в последних действительно происходит заражение всех категорий хозяев. Для причисления территории (местонахождения) к ареалу данного вида гельминтов необходимо точное представление о возможности завершения им здесь биологического цикла, т. е. необходимо подтверждение причастности его к категории «местных» видов. При анализе гельминтофауны водно-болотных птиц Южного Урала из 272 видов «местными» оказались 145, «приносными» из областей зимовок — 93. У остальных происхождение выяснить не удалось.

Мы подчеркиваем крайнюю необходимость выделения при гельминтофаунистических исследованиях подобных «местных» видов и присоеди-

няемся к призыву других авторов (Спасский, 1975, и др.) о более точной географической привязки местонахождений гельминтов, иначе публикации во многом будут терять свою ценность.

В настоящем сообщении обращаем внимание на некоторые аспекты ареалов гельминтов как организмов, перемещение которых в пространстве всецело зависит от миграционных способностей хозяев.

Наиболее характерной особенностью ареалов гельминтов, как и всех других паразитов, является то, что они не могут быть расположены вне ареалов хозяев. Естественно, что при изучении ареалов гельминтов в первую очередь их следует «привязывать» к территории независимо от того, развиваются они прямым путем или же со сменой хозяев. Затем следует попытаться выявить факторы, определяющие приуроченность ареалов к соответствующим частям земной поверхности. В отличие от зоологов, изучающих свободноживущие организмы, паразитологов здесь особенно интересует соотношение ареала вида гельминтов с ареалами их хозяев. «Мы считаем необходимым постановку вопроса о взаимоотношениях ареалов паразитов с ареалами их хозяев в качестве самостоятельной проблемы гельминтогеографии и даже в качестве одной из главных ее проблем» (Ошмарин, 1963, с. 266).

При попытке выявить эти соотношения мы столкнулись с одним довольно интересным явлением, вообще-то знакомым гельминтологам, но не привлечшим до сих пор к себе достаточного внимания. Оказалось, что вид окончательных хозяев, взятый отдельно, не имеет видов гельминтов, свойственных только ему; вид гельминтов, как правило, одновременно паразитирует у всех или большинства представителей данного рода, семейства, иногда даже отряда. Исключение составляют, пожалуй, моногенеи, обладающие в основной массе узкой специфичностью. Иными словами, вид гельминтов является паразитом, свойственным целой систематической или экологической группам окончательных хозяев. Это явление отчетливо видно, например, из анализа специфичности гельминтов птиц Якутии и сопредельных территорий, проделанного Рыжиковым с соавторами (1974).

Рассматриваемое явление объясняется тем, что гельминты в процессе длительной сопряженной эволюции смогли приспособиться к паразитированию в организме целого ряда видов хозяев, возникших, как правило, от общих предков и имеющих, следовательно, более или менее сходную экологию и соответствующую физико-химическую среду органов и тканей; согласно Кеннеди (1978, с. 49), «... родственные виды часто ведут сходный образ жизни и поэтому предоставляют паразиту сходные условия»; совместно с хозяевами же гельминты расселились по земному шару.

Исключения из описанного правила (явления) обнаруживаются в следующих случаях.

1. Какой-либо вид окончательных хозяев имеет экологию, совершенно отличную от экологии остальных представителей данной систематической группы. Например, оляпка — единственный представитель воробьиных, добывающий пищу в воде; юла — лесной вид жаворонков; скопа — один из немногих дневных хищников, добывающий рыбу; вальдшнеп — лесной кулик; пеганка, огарь — земляные утки, питающиеся преимущественно на земле, и т. д.

2. Вид окончательных хозяев является единственным представителем семейства (иногда отряда вообще) на более или менее значительной территории. Например, фламинго, козодой, удод, зимородок, пищуха, иволга и некоторые другие птицы в СССР (можно назвать еще целый ряд других позвоночных животных).

Эти исключения однако не означают, что очень узкой специфичностью у данной категории хозяев будут обладать все виды гельминтов. Таких видов, как правило, бывает несколько, остальные же оказываются свойственными всему семейству, отряду, нескольким отрядам или целой экологической группе.

Вид гельминтов можно считать моногостальным в том случае, если окончательно установлена его валидность (с учетом всевозможных морфологических и экологических модификаций), если он не обнаружен у других хозяев из этого рода, семейства или же данной экологической группы при достаточно подробном исследовании. Если вид гельминтов описан по единственному экземпляру или единичным особям лишь на основании небольшого набора морфологических признаков и после своего описания повторно не зарегистрирован по истечении довольно длительного времени, то имеются все основания отнести его к категории недостаточно изученных или предположить, что он является синонимом одного из описанных ранее видов. К такой категории относятся, вероятно, виды *Tatria skrjabini* Tretiakowa, 1940, *T. mathevossianae* Okorokov, 1956, *T. erschowi* Mathevossian et Okorokov, 1959, *Hyptiasmus witenbergi* Tretiakowa, 1940, *Leucochloridiomorpha skrjabini* Hasiev, 1963 от водоплавающих птиц Ю. Урала.

Таким образом, говоря о соотношении ареалов видов гельминтов и их хозяев, всегда надо иметь в виду описанное здесь явление — приуроченность вида гельминтов не к одному виду хозяев, а к целой их группе. При изучении этих соотношений у нас сложилось твердое мнение о справедливости положения, что любой вид гельминтов, как представитель животного царства имеет с о б с т в е н н ы й ареал независимо от того, развивается он со сменой целого ряда хозяев или же без нее. Границы ареалов паразитических червей и их хозяев не с о в п а д а ю т, о чем в предположительной форме в свое время высказывались Скрябин с соавторами (1962), а Ошмарин (1963) показал это несовпадение на ряде примеров, о чем свидетельствует, в частности, выделение таких форм ареалов, как «охватывающий», «наложенный», «поглощенный», «совпадающий».

Ареал вида гельминтов всегда меньше совокупности ареалов всех его хозяев, однако по занимаемой площади он может превышать ареал какого-либо отдельно взятого вида хозяев (лишь ареал моногостального гельминта будет меньше ареала его оседлого хозяина). Ареал вида гельминтов как бы накладывается на ареалы многих видов (дефинитивных и промежуточных) хозяев, охватывая при этом лишь те участки из них, которые являются оптимальными для завершения паразитом биологического цикла. Ареалы многих видов гельминтов материковых водоемов Палеарктики имеют форму полосы, вытянутой в широтном направлении; это говорит о том, что лимитирующими моментами в распространении не только геотопических гельминтов, но и эвритопных биогельминтов выступают климатические факторы, в первую очередь температура. Так, северная граница ареалов *Posthodiplostomum cuticola*, *Clinostomum complanatum* в Западной Сибири и на Урале проходит почти по широте 55°, а в европейской части — по широте 58—60°. Иными словами, она проходит по июльской изотерме в 18—22° или по изотерме (если судить по Ю. Уралу) со средней суммой температур выше +10°, равной 1100—1200°. Температура ниже этой, по-видимому, является климатическим барьером для названных и, может быть, для ряда других видов биогельминтов. Южная граница ареалов этих видов проходит по 35—40-й параллели и определяется, возможно, верхним температурным порогом. Естественно, здесь могут быть и другие причины, в частности те, которые лимитируют распространение хозяев.

Ареалы одних видов гельминтов располагаются в зоне субарктики (некоторые виды *Maritrema*, *Microphallus*, *Levinseniella*, *Paramonostomum alveatum* и др.), других — в зоне тропиков и субтропиков (например, виды *Schistosoma*), третьих — в умеренных широтах южного полушария и субантарктики (*Metorchis pinguinicola* и другие виды гельминтов пингвинов и пр.); соответствующие размеры и расположение будут иметь ареалы видов космополитов (*Prosthogonimus ovatus*, *Echinostoma revolutum*, *Streptocara crassicauda* и др.) и эндемиков (*Gyrodactylus comephori* от малой голо-

мянки, *G. baicalensis* от крапчатой и пестрокрылой широколобки Байкала, *Schulzinema mirolubovi*, *Pygarginema skryabini* от пятнистого оленя, а также от косули Приморского края и др.).

Наиболее обычной формой ареалов гельминтов, равно как и свободноживущих организмов, материковых водоемов и наземных биоценозов является ареал, который следовало бы называть мозаичным; такая форма возникает благодаря локализации отдельных популяций гельминтов на некотором расстоянии друг от друга сообразно расположению соответствующих биотопов. На более значительном расстоянии оказываются популяции (группы популяций) видов гельминтов, если они располагаются в нескольких морях, разделяемых целыми континентами (например, виды рода *Renicola*); при этом возникает пятнистый ареал. Так называемый ленточный ареал имеют гельминты морских побережий (виды родов *Maritrema*, *Microphallus* и др.). Разобщенные ареалы будут характерными, скорее всего, для моногостальных видов гельминтов таких животных, которые сами имеют разрозненные ареалы (например, европейский вьюн, голубая сорока, чиж, лесная куница, обыкновенный еж, серна и др.). Разобщенный ареал у вида *Metagonimus yokogawai* — паразита плотоядных и человека, распространенного, с одной стороны, в Восточной Азии, с другой — в Румынии, Крыму и на Кавказе (Ошмарин, 1963; Казиев, 1978), обусловлен, вероятно, характером ареалов промежуточных хозяев — пресноводных моллюсков из надсемейства Cerithiacea.

Численность особей гельминтов, так же как и непаразитических организмов, в периферических популяциях будет намного меньше, нежели в срединных. Например, трематода *Prosthogonimus ovatus* в странах Западной и Средней Европы встречается в таком количестве, что нередко вызывает энзоотии у птиц, тогда как на окраине ареала — в областях Субарктики Азии (по: Рыжиков и др., 1974) — он обнаруживается у единичных птиц с интенсивностью до 3 экз. Вид *Psilochasmus oxyurus* — очень частый паразит птиц Ленкоранской зоны Азербайджана (Касимов и др., 1962) на Ю. Урале относится к числу довольно редких. Центром ареала *Microphallus pigmeum* являются районы Европы у северного полярного круга: на островах Восточного Мурмана этот паразит, встречаясь в количестве до 9—24 тыс. экз. у одной птицы, вызывает заболевание и гибель гаг (Белопольская, 1952).

Как известно, особи гельминтов нередко могут быть встречены и за пределами своего ареала, т. е. на территориях, где селективные факторы среды препятствуют успешному завершению ими биологических циклов. Сюда они заносятся пассивно при миграциях своих хозяев. Так, в пределах Ю. Урала довольно часто и регулярно мы встречаемся с видами родов *Eucotyle*, *Petasiger*, *Renicola*, *Cyclocoelum* и других, заносимыми из южных районов.

Те пространства, в которых особи гельминтов встречаются как «приносные» формы, мы называем, по аналогии с таковыми у свободноживущих животных, зоной выноса или рассеивания. Зона выноса располагается вокруг ареала вида и имеет большую или меньшую протяженность. Она будет ничтожной для гельминтов оседлых форм и будет возникать временно, как правило, при случайных выносах их хозяев за пределы ареала, а также при массовых выселениях. Зона выноса у видов гельминтов перелетных птиц может иметь площадь, несколько превышающую таковую самого ареала. Если рассмотреть рассеивание особей гельминтов водоплавающих птиц, то в этом процессе можно заметить определенные закономерности. Так, особи «южных» видов гельминтов будут выноситься из пределов ареала преимущественно вдоль морских побережий, а затем — главных водных артерий. По мере дальнейшего движения перелетных птиц на север интенсивность этого «потока» будет ослабевать: значительная часть особей гельминтов погибнет в пути, остальные рассеются вместе с хозяевами по области гнездования. Таким образом, частые встречи «приносных» особей гельминтов в значительной степени будут говорить

не только о стремительности перелета хозяев, но и о близости мест их заражения — ареалов гельминтов.

Ареалы паразитических червей, так же как и свободноживущих животных, несомненно претерпели длительное историческое развитие. Расширение ареалов — расселение гельминтов шло, с одной стороны, за счет освоения ими новых видов хозяев, с другой — за счет освоения хозяевами и паразитами новых территорий. Об этом свидетельствует хотя бы наличие в разных частях ареала викарирующих видов из числа как дефинитивных, так и промежуточных хозяев.

Сужение ареала вида гельминтов практически возможно лишь при вымирании ряда популяций на значительной его части. Гибель популяций за исторически короткое время может быть следствием, главным образом, антропогенного воздействия в результате истребления самих паразитов или же их хозяев. Как следствие непреднамеренного воздействия человека и прямого истребления исчезли с лица земли за недавнее историческое время не менее 105 видов млекопитающих, а в основном после 1750 г. — 44 вида птиц; в настоящее время на пути к исчезновению находится 600 видов животных (Фиттер, 1958; цит. по: Благосклонов и др., 1967); по другим данным (Риклефс, 1979), за последние 300 лет исчезло 53 вида птиц, 77 видов млекопитающих. Одновременно, надо полагать, исчезли или сократили свои ареалы и облигатные их паразиты.

Зоны выноса не могут быть рассмотрены в качестве потенциальных территорий для естественного расширения ареалов преобладающего большинства гельминтов, так как за длительную историю своего существования каждый вид имел достаточно времени, чтобы расселиться на все пригодные места. Лишь вмешательство человека, который преднамеренно или непреднамеренно завозит на эти пространства соответствующих животных, способно привести к изменениям ареалов гельминтов за относительно короткое время. Так появился новый для СССР вид трематод *Quinqueserialis quinqeserialis* — паразит ондатры, новый для ряда областей вид цестод *Bothriocephalus acheilognathi* — паразит дальневосточных рыб и т. д. Не всякое естественное расширение ареала окончательного хозяина сопровождается одновременным расселением всех его паразитов. В качестве преграды выступает здесь отсутствие соответствующих промежуточных хозяев или хотя бы минимальных абиотических факторов. В процессе такого расселения окончательный хозяин постепенно теряет одни виды паразитов, приобретая другие в новых местах. Закономерности этого процесса достаточно четко были сформулированы Догелем (1947). В качестве примера возьмем ондатру, завезенную к нам из Северной Америки в 1928 г. и расселившуюся почти по всей Евразии. У себя на родине она была заражена 32 видами гельминтов (Догель, 1947), от которых в СССР к настоящему времени (Шалдыбин, 1978) сохранилось лишь 5 видов; за счет приобретения новых паразитов список гельминтов ондатры у нас содержит теперь 79 видов.

Мы считаем, что зоны выноса для гельминтолога представляют такой же интерес, как и сами ареалы. В частности, только в зонах выноса можно выяснить, почему данный вид гельминтов не может развиваться здесь при наличии всех категорий хозяев, каковы его требования к факторам среды; только здесь можно найти хозяев, которые никогда не были инвазированы данным видом гельминтов. Последнее обстоятельство, как нам кажется, имеет немаловажное значение в экспериментах по искусственному заражению. Выяснение ареалов и зон выноса имеет существенное и практическое значение. Дело в том, что в зонах выноса гельминты не представляют опасности в смысле заражения как домашних, так и диких полезных животных (например, рыб). Следовательно, меры профилактики по отношению к ним здесь оказываются излишними. Так обстоит дело, например, относительно филиколлеза, гистрихоза, порроцекоза домашних уток на Ю. Урале.

В нашей стране проделана огромная работа по изучению географического распространения гельминтов. В этом отношении особенно выделяется деятельность Союзных гельминтологических экспедиций и ряда научных учреждений и учебных заведений. В то же время дело, связанное с изучением ареалов, наталкивается на ограниченность или даже отсутствие сведений о региональных особенностях биологических циклов, круге промежуточных хозяев гельминтов мигрирующих животных на обширных территориях. Отсюда вытекает актуальность работ по проведению гельминтофаунистических исследований, изучению различных групп животных как возможных промежуточных и дополнительных хозяев гельминтов в заранее намеченных для этой цели районах.

Литература

- Баянов М. Г. Некоторые вопросы ареалогии гельминтов перелетных птиц. — В кн.: Матер. науч. конф. Всес. об-ва гельминтол. Вып. 28. М.; 1976, с. 3—13.
- Белопольская М. М. Гельминтофауна морских водоплавающих птиц. — Уч. зап. Ленин. ун-та. Вып. 28, сер. биол., 1952, № 141, с. 127—180.
- Благосклонов К. Н., Иноземцев А. А., Тихомиров В. Н. Охрана природы. М., Высшая школа, 1967. 442 с.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз, 1947. 371 с.
- Казиева Н. Ш. О зараженности рыб метацеркариями *Metagonimus yokogawai* Katsurada, 1912 в Варваринском водохранилище. — В кн.: Матер. 1-й Закавказ. конф. по общей паразитол. Тбилиси, 1978, с. 174—178.
- Касимов Г. С., Вайдова С. М., Фейзуллаев Н. А. К экологической характеристике трематодофауны Ленкоранской зоны и Муганской степи Азербайджана. — В кн.: Вопросы экологии. Т. 8. Киев, Изд-во Киев. ун-та, 1962, с. 60—61.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978. 230 с.
- Ошмарин П. Г. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М., Изд-во АН СССР, 1963. 323 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М., Мир, 1979. 424 с.
- Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачева Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (цестоды и трематоды). М., Наука, 1974, 340 с.
- Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Петров А. М., Левашов М. М. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР. Т. I. М., Изд-во АН СССР, 1962, 296 с.
- Смогоржевская Л. А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев, Наукова думка, 1976. 415 с.
- Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 1966. 698 с.
- Спаский А. А. О способах оценки зоогеографических данных в паразитологии. — В кн.: Актуальные проблемы зоогеографии. Кишинев, Штиинца, 1975, с. 210—211.
- Шалдыбин С. Л. Формирование гельминтофауны ондатры на территории СССР. — Тез. докл. 1-го Всес. съезда паразитологов (Полтава, сентябрь 1978 г.). Ч. 3, Киев, 1978, с. 173—175.

CERTAIN ASPECTS OF THE STRUCTURE OF THE DISTRIBUTION AREAS OF HELMINTHS FROM MIGRATING ANIMALS

M. G. Bajanov

SUMMARY

It was established that for the distribution area of the species of helminths of migrating animals should be taken only that part of the earth surface on which its natural populations can develop for a long time completing there their biological cycles. Those areas where helminths occur as «brought in» can be called zones of dispersion. The helminth species always has its own distribution area the borders of which do not usually coincide with those of the hosts. When studying this relationship it should be taken into account that the helminth species is a parasite of not only one species of hosts but of the whole systematic or ecological group. The broadening or narrowing of its distribution area within a historically short period of time is possible only as a result of man's activity.